

Joachim Scheven

München 1958



BEITRAG  
ZUR BIOLOGIE DER SCHMAROTZERFELDWESPEN  
*SULCOPOLISTES ATRIMANDIBULARIS* ZIMM.,  
*S. SEMENOWI* F. MORAWITZ  
UND *S. SULCIFER* ZIMM.

*Inaugural-Dissertation*  
zur  
*Erlangung der Doktorwürde*  
der  
*Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät*  
der

LUDWIG-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT  
ZU MÜNCHEN



*vorgelegt von*  
JOACHIM SCHEVEN  
*aus München*

*Einreichungsmonat Januar 1958*

*1. Berichterstatter*

Prof. Dr. Werner Jacobs

*2. Berichterstatter*

Prof. Dr. Karl von Frisch

Tag der mündlichen Prüfung 26. Februar 1958

*Veröffentlicht in „INSECTES SOCIAUX“*

*Band V, Nr. 4, 1958*

*MASSON & Cie, Paris*

**BEITRAG**  
**ZUR BIOLOGIE DER SCHMAROTZERFELDWESPEN**  
***SULCOPOLISTES ATRIMANDIBULARIS* ZIMM.,**  
***S. SEMENOWI* F. MORAWITZ**  
**UND *S. SULCIFER* ZIMM. (1)**

von

**Joachim SCHEVEN**

(Aus dem zoologischen Institut der Universität München.)

**INHALTSUEBERSICHT**

|                                                                                       |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| I. Einleitung .....                                                                   | 409 |
| II. <i>Sulcopolistes atrimandibularis</i> Zimmermann.                                 |     |
| 1. Vorkommen und Oekologie .....                                                      | 411 |
| 2. Verbleib und Verhalten der Wirtskönigin. Der Einfluß der Dominanz ..               | 413 |
| 3. Verhalten der Schmarotzerkönigin .....                                             | 414 |
| 4. Verhalten der jungen ♂♂ und ♀♀ von <i>S. atrimandibularis</i> .....                | 418 |
| 5. Gibt es bei <i>S. atrimandibularis</i> eine rudimentäre Arbeiterkaste? .....       | 420 |
| 6. Vergleich des Verhaltens der ♀♀ von <i>Polistes</i> und <i>Sulcopolistes</i> ..... | 420 |
| III. <i>Sulcopolistes semenowi</i> F. Morawitz.                                       |     |
| 1. Vorkommen und Oekologie .....                                                      | 421 |
| 2. Verhalten der <i>semenowi</i> -Königin .....                                       | 422 |
| 3. Verhalten der Wirtskönigin .....                                                   | 422 |
| 4. Probleme in den Wirtsverhältnissen von <i>S. semenowi</i> .....                    | 423 |
| 5. Schlupffolge und Verhalten der jungen ♂♂ und ♀♀ .....                              | 425 |
| IV. <i>Sulcopolistes sulcifer</i> Zimm.                                               |     |
| 1. Vorkommen und Oekologie .....                                                      | 426 |
| 2. Das Schmarotzerverhalten von <i>S. sulcifer</i> .....                              | 427 |
| V. Die Stellung der Sulcopolistinen im System. Zur Frage ihrer Entstehung ..          | 431 |
| ZUSAMMENFASSUNG, SUMMARY, Résumé russe .....                                          | 432 |
| LITERATUR .....                                                                       | 437 |

**I. — EINLEITUNG**

Die Gattung *Polistes* ist in rund 130 Arten über alle wärmeren Erdteile verbreitet. Die sozialparasitische Gattung *Sulcopolistes* *Blüthgen* (Pseudo-

(1) Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität zu München.

polistes Weyrauch) wurde dagegen bisher nur in 3 Arten aus der palaearktischen Region bekannt. Die Sulcopolistinen sehen ihren Wirten täuschend ähnlich, sie unterscheiden sich von den Polistes-Arten morphologisch nur durch die oberseits eingehöhlten Mandibeln (Abb. 1), außerdem fehlt ihnen die Arbeiterkaste. Weyrauch (1937) sowie de



Abb. 1. — Gesichter der ♀♀ von *Polistes gallicus* L. (links) und *Sulcopolistes sulcifer* Zimm. (rechts), 4. fach vergrößert. Die eingehöhlten Mandibeln sind das Merkmal der Sulcopolistinen.

Beaumont und Matthey (1945) berichteten über ihr Vorkommen auf Nestern von *Polistes gallicus* L. und denen ihrer Verwandten.

Ueber ihr merkwürdiges Schmarotzerleben ist jedoch bis heute fast nichts bekanntgeworden.

In der vorliegenden Arbeit habe ich versucht, einen Beitrag zur Biologie der Sulcopolistinen zu liefern. Zu diesem Zweck unternahm ich in den Sommern 1956 und



Abb. 2. — Verbreitung der Sulcopolistinen im westlichen Mittelmeerraum, kombiniert nach BERLAND, BLÜTHGEN, GUIGLIA, SENCKENBERG-SAMMLUNG-Frankfurt u. Zoolog. Staatssammlung-München.

△ = *S. atrimandibularis*; □ = *S. semenowi*; ○ = *S. sulcifer*; ◻ = unsicher, ob *semenowi* oder *sulcifer*. Schwarze Figuren bezeichnen die eigenen Funde.

1957 3 Reisen durch die südliche Schweiz, durch Italien, Tunesien und das südöstliche Frankreich (vergl. Karte, Abb. 2). Die Arbeitsmethode bestand darin, parasitierte *Polistes*-Nester und ihre Bewohner an Ort und Stelle zu beobachten. Bei Mitnahme einzelner Nester auf der Reise sowie bei Uebertragungsversuchen bediente ich mich kleiner, durch eine Glasscheibe verschließbarer Holzkäfige. Im Auffinden der sehr seltenen Schmarotzer bestand die Hauptschwierigkeit.

Die Anregung zu diesen Untersuchungen erhielt ich durch meinen verehrten Lehrer Professor W. Jacobs-München. Für sein stetes Interesse und für die Unterstützung bei den Reisen ins Mittelmeergebiet habe ich ihm besonders zu danken. Dank schulde ich ebenso Herrn Professor Dr. K. v. Frisch-München für großzügige Förderung der Arbeit. Nicht zuletzt möchte ich allen denen danken, die mir im In- und Ausland mit Rat und Tat geholfen haben. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft steuerte einen Reisezuschuß bei.

## II. — *SULCOPOLISTES ATRIMANDIBULARIS* ZIMMERMANN

### 1. — *Vorkommen und Oekologie.*

Weyrauch fand als erster 1936 im Tessin diese Art als Parasit auf einem Nest von *Polistes bimaculatus* Fourcroy. 1937 entdeckte Arduino (Guiglia, 1948) in den italienischen Alpen wiederum ein von *S. atrimandibularis* parasitiertes *bimaculatus*-Nest. 1945 wurden durch de Beaumont und Matthey Funde von *Sulcopolistes* in der Schweiz veröffentlicht, die unter anderem erneut 7 von *S. atrimandibularis* befallene *bimaculatus*-Nester betreffen.

Ich selbst konnte diesen Schmarotzer an insgesamt 19 Nestern studieren: bei Audescio oberhalb Faïdo (Tessiner Alpen), bei Montgenèvre und La Vachette oberhalb Briançon (Hautes-Alpes, Dauphiné) und bei Castrovillari (Kalabrien). Dabei wurde in den Alpen *P. bimaculatus* als Wirtswespe wiederum bestätigt, in Südtalien dagegen als bisher unbekannter Wirt *Polistes omissus* Weyrauch festgestellt (1).

Zwischen Wirt und Parasit besteht kein konstantes Zahlenverhältnis. Es kann sogar außerordentlich wechselnd sein:

| Bei Audescio     | Wirts- |            |            |   |         |
|------------------|--------|------------|------------|---|---------|
|                  | von    | 94 nestern | 4 befallen | ~ | 4,2 %   |
| » Montgenèvre u. |        |            |            |   |         |
| La Vachette      | »      | 52         | » 13       | » | = 25 %  |
| » Castrovillari  | »      | 218        | » 2        | » | ~ 0,9 % |

Diese unterschiedlichen Zahlen deuten darauf hin, daß sich das Verhältnis von Schmarotzer und Wirtsart zueinander dauernd ändert. Eine Population von *Sulcopolistes* kann wahrscheinlich so stark auf Kosten der Wirtsart anwachsen, daß sie deren zeitweises Aussterben am betreffenden Ort bewirkt und selber zum Abwandern gezwungen wird. Währenddessen

(1) Frau Dr. Guiglia-Genova, welche freundlichst eine Nachbestimmung vornahm, erklärte die eingesandten Exemplare als dieser Art zugehörig. Ob die Abtrennung der *P. omissus* von der alten *P. federatus* Kohl auch biologisch vertretbar ist, bleibe dahingestellt.

erholt sich der Bestand der Wirtsart an anderer Stelle und wird durch hinzugefundene *Sulcopolistes* von neuem befallen.

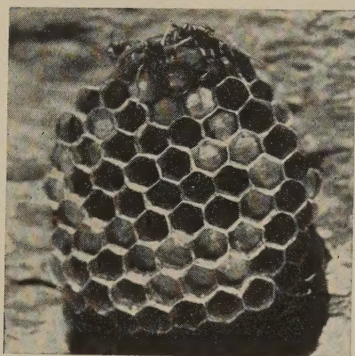


Abb. 3. — Ein von *S. atrimandibularis* parasitiertes *bimaculatus*-Nest. Zu beachten sind die weißen Zelldeckel der Schmarotzerbrut. Oben rechts die Schmarotzerkönigin (Fühler hell). Audescio, 12.8.56.

Ein von *S. atrimandibularis* befallenes *P. bimaculatus*-Nest ist, falls schon Brut des Schmarotzers gedeckelt ist, sofort kenntlich an dessen dauernd cremeweißen Zelldeckeln (Abb. 3). Die Deckel der Wirtsart verfärben sich dagegen innerhalb 24 Stunden von weiß nach schwarzbraun. Die *atri*-Königin erkennt man vor den schwarzfühlerigen Wirtswespen an ihren orangefarbenen Fühlergeißeln.

Der Zustand der parasitierten Nester ist recht verschieden. Neben einigen starken, wohlentwickelten Nestern bis zu 85 Zellen, 10 Arbeiterinnen und viel *atri*-Brut (de Beaumont und Matthey: bis zu 150 Zellen) fand ich auch verkümmerte Nester, die nur wenige Wirtstiere und keine Brut des Schmarotzers enthielten. Als Normalfall,

bei dem die Entwicklung der Schmarotzerbrut gewährleistet ist, mag ein Nest von Audescio gelten (Abb. 4). Dem Zentrum dieses Nestes mit 16 geleerten Zellen (dick ausgezogene Linie) entsprachen am 12.8.56 10 Arbeiterinnen und 2 Männchen der Wirtsart auf der Wabe. Die übrigen 4 Zellen waren wohl nicht bestiftet gewesen oder ausgeraubt. Sämtliche vorhandene Brut entstammte bereits der Schmarotzerwespe.

Aus dem Zustand des schematisch abgebildeten Nestes kann man ungefähr den Zeitpunkt der Okkupation ablesen. Die *bimaculatus*-Königin hatte mindestens 16 Zellen gebaut und bestiftet — etwa Ende Mai, — ehe das *atri*-Weibchen auf dem Nest erschien. Die Okkupation dürfte demnach um die Wende Mai-Juni stattgefunden haben. Zu dieser Zeit wurden in der Wirtskönigin bereits die ersten Eier zu Männchen determiniert (siehe Abb. 4). Für die *Sulcopolistes*-Königin ist es im Interesse ihrer eigenen Nachkommen-

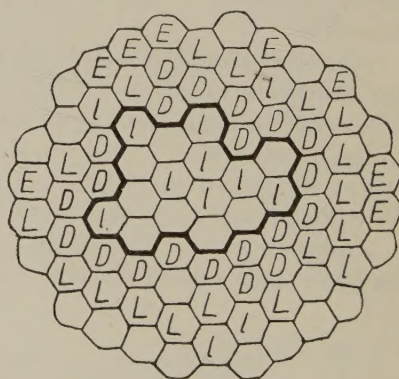


Abb. 4. — Schematische Abbildung eines von *S. atrimandibularis* parasitierten *bimaculatus*-Nestes. E = Eier; I = jüngere Larven; L = ältere Larven; D = gedeckelte Larven.

Sämtliche Brut stammt bereits von *S. atrimandibularis*. Innerhalb der dick ausgezogenen Linie sind vorher 10 *bimaculatus*-♀ und 2 ♂ geschlüpft. Audescio, 12.8.56.

höchst wichtig, daß sie die Wabe nicht eher besetzt, als bis von der Wirtskönigin alle diejenigen Eier gelegt sind, aus welchen Arbei-

terinnen werden sollen. Sie darf aber auch nicht zu spät erscheinen, weil dann in den inneren Brutkränzen, welchen sich die Arbeiterinnen vorzugsweise widmen, bereits Männchen und junge Königinnen der Wirtsart entstehen. Daß die Schmarotzerkönigin den für sie günstigsten Zeitpunkt zur Invasion mittels der Sinne prüft oder abwartet, ist unwahrscheinlich. Die häufige Beobachtung kümmernder Nester spricht eher dafür, daß ein *Sulcopolistes*-♀ nicht nur die günstig entwickelten Nester okkupiert, sondern wahllos sucht und dort bleibt, wo es Fuß fassen kann. Es kommt daher wohl immer nur ein Teil dieser Weibchen zur Fortpflanzung.

## 2. — Verbleib und Verhalten der Wirtskönigin. Der Einfluß der Dominanz.

Es ist bei *S. atrimandibularis* die Regel, daß die Wirtskönigin nach der Okkupation nicht getötet wird, sondern neben der neuen Königin auf der Wabe bleibt. Die Wirtskönigin ist an den verblichenen und abgestossenen Flügeln auch beim Vorhandensein von Arbeiterinnen leicht zu erkennen.

Auf den 13, zwischen 28.7. und 30.7.57 in den Hautes Alpes gefundenen Nestern war die *bimaculatus*-Königin mit einer Ausnahme auf allen Nestern anwesend. Auf den meisten dieser Nester waren überhaupt noch keine Arbeiterinnen geschlüpft. *Atrimandibularis*- und *bimaculatus*-Königin befanden sich allein auf der Wabe. Nur auf einem Nest saß das *atri*-Weibchen ganz allein.

Bei den 4 wesentlich weiterentwickelten Nestern aus dem Tessin (12. 8. 56) dagegen war die *bimaculatus*-Königin nur noch auf einem Nest vorhanden. De Beaumont u. Matthey sahen auf ihren 7 Nestern gleichfalls nur einmal die (vermutliche) Königin. Die Erklärung liegt darin, daß die erschöpfte *bimaculatus*-Königin im August gewöhnlich zugrunde geht, während die Schmarotzerkönigin — wie ich bei Haltung der Tiere feststellte — jene noch um etwa 2 Wochen überlebt.

Nach der Besitznahme des Nestes durch den Schmarotzer stellt die Wirtskönigin ihre Legetätigkeit ein. Dabei ist hervorzuheben, daß diesem Umschwung kein trophischer Wechsel zugrunde liegt. Die Umstimmung der Königin zur Funktion einer Arbeitswespe erfolgt auf rein psychischem Wege, sie ist das Resultat des Dominiertwerdens von Seiten der Schmarotzerkönigin. Dies soll im folgenden erläutert werden.

Die Erscheinung der Dominanz unter sozialen Hymenopteren wurde zuerst von Pardi (1947) beschrieben. Er beobachtete an polygynen Nistgesellschaften von *Polistes gallicus* L., daß die soziale Stellung der Individuen, ihre jeweilige „Ranghöhe“ durch ein Eigentümliches Dominanz- und Subordinationverhalten geregelt wird: Aufrichten, Fühlertrillern, Bekauen von Kopf und Thorax des Partners, allgemein freieres Benehmen der dominanten Wespe; währenddessen Niederducken, Bewegungslosigkeit oder gehemmte Bewegungen beim dominierten Tier. Die Begegnungen sind oft mit gegenseitiger Fütterung verbunden.

Das Dominanzverhalten hat biologischen Sinn. Mit der Bildung eines

hierarchischen Systems wird der Rivalität der Tiere untereinander gesteuert und eine harmonische Verteilung der Tätigkeiten auf die Einzeltiere zum Gedeihen des Ganzen erzielt. Man sieht tatsächlich, wie sich die „ranghöchsten“ Wespen fast nur der königlichen Beschäftigung des Eierlegens widmen, während die „rangtieferen“ Individuen keine oder nur wenige Eier legen, stattdessen für die Beschaffung von Beute, für den Ausbau des Nestes und bei Hitze für dessen Befeuchtung aufkommen. Bei deutschen *P. gallicus* im Kaiserstuhl (Oberrhein), welche ebenfalls polygyn nisten, fand ich Pardi's Entdeckung bestätigt.

Nach Pardi ist mit dem höheren oder tieferen Rang des Individuums zwangsläufig eine jeweils bessere oder schlechtere Ernährung verbunden. Er glaubt bemerkt zu haben, daß bei dem gegenseitigen Füttern mit flüssiger Nahrung diese vorwiegend an dominierende Tiere weitergegeben wird. Ein Mehr oder Weniger an solch aufgenommenen Nahrung soll für die stärkere oder schwächere Ausbildung der Ovarien verantwortlich sein. In Analogie zu seinen Beobachtungen an Königinnen-Nistgesellschaften betrachtet Pardi auch die Sonderung in Kasten bei *Polistes* als trophisch bedingten, dynamischen Prozess. Deleurance (1952) konnte aber experimentell nachweisen, daß die Hierarchie bei *Polistes* für die Differenzierung in Arbeits-Weibchen und künftige Nestgründerinnen keine Bedeutung hat. Die Determination zur Arbeiterin oder jungen Königin scheint einem inneren Cyclus der Nestgründerin zu folgen, außerdem mit exogenen Temperaturfaktoren gekoppelt zu sein. Mit der phaenotypischen Determination zur Arbeiterin oder Königin der Honigbiene (*Apis*) hat jene von *Polistes* offenbar nichts zu tun. Daher kann die zwischen den Tieren ausgetauschte Flüssigkeit nicht jene grundlegende Bedeutung für die Entwicklung und Tätigkeit der Ovarien haben, die Pardi ihr beimißt. Von einem Nahrungsgefälle, welches angeblich in Richtung der ranghöheren Individuen zunimmt, konnte ich mich bei Nachprüfung dieser Frage an polygynen Nestern von *P. gallicus* nicht überzeugen. Es wird ebenso oft Nahrung in umgekehrter Richtung erbettelt oder abgegeben. Ich nehme an, daß die von Pardi als Domination bezeichnete Behandlung durch Nestgenossen für sich allein genügt, um aus einem allseitig veranlagten *Polistes*-Weibchen, je nach der Kraft, die es solcher Behandlung entgegensetzt, ein einseitig eierlegendes oder einseitig arbeitendes Tier entstehen zu lassen. Wie sich die Individuen durcheinander zur Erfüllung ihres Daseins befreien, ist kausal nicht erklärbar. Aus Physischem kommt Psychisches und umgekehrt.

### 3. — Verhalten der Schmarotzerkönigin.

Das Dominationsverhalten der europäischen *Polistes*-Arten *gallicus*, *nimpha*, *bimaculatus*, *associus* und *omissus* ist nach meinen Beobachtungen ganz unspezifisch und trägt primitiven Charakter. Da die Individuen hauptsächlich bei der gegenseitigen Fütterung miteinander reagieren,

wird man hierbei auch am ehesten auf die Dominationen aufmerksam (Abb. 5 a und 10). Die dominante Wespe richtet sich über die untergeordnete Wespe auf, letztere duckt sich und fällt nicht selten in Akinese. Dieses von Pardi zuerst beschriebene Dominanzverhalten kann aber nur noch als Spezialfall angesehen werden; denn sinnentsprechende Verhaltensweisen kommen auch bei Kämpfen und Nestverteidigung zum Vorschein. Die Dominationen werden durch den Gebrauch der Mandibeln, Beine, Flügel und des Stachels beliebig abgewandelt, je nachdem, mit welcher sozialen Reaktion sie gerade gekoppelt sind.

Im Gegensatz zu diesen variablen Dominationen hat sich bei *Sulcopolistes* für die Begegnungen mit den Wirtstieren außerdem noch ein besonderes Dominationsverhalten herausgebildet, interessanterweise bei allen 3 Arten in etwas verschiedener Ausprägung. Es sei nochmals betont, daß diese Dominationen in keiner Beziehung zu den gegenseitigen Fütter-Reaktionen stehen. Die Dominationen von *Sulcopolistes* werden gegen die Wirtskönigin, beim Vorhandensein älterer (= dominanter) Arbeiterinnen auch gegen diese geübt. Nebenher sieht man auch bei *Sulcopolistes* die bei *Polistes* schon geschilderten Verhaltensweisen; sie werden im folgenden nicht mehr erwähnt.

Beim Dominieren des Weibchens von *S. atrimandibularis* sieht man folgendes: Langsames, zielbewußtes Umklammern der Wirtswespe (Abb. 5 b und 6 a, 3), ruhiges aber intensives Bestreichen mit den Antennen (Abb. 5 c und 6 b), zielbewußtes Aufreiten (Abb. 6 c), behutsames Einkrümmen des Abdomens und Hervorzüngeln des Stachels (Abb. 5 d und 6 d), zielend nach Nacken und Taille. Das dominierte Tier wird dabei nicht verletzt. Der Momentan-Effekt dieser Behandlung ist Akinese. Die andere Wirkung besteht in Unterwerfung gegenüber der *atri*-Königin und in der Hemmung der Ovarientätigkeit. Die besonders strukturierten Mandibeln der *Sulcopolistes* spielen bei diesem Umgang mit der Wirtswespe keine Rolle.

Bei *Polistes* bedeuten Umklammern und Stechen bereits den höchsten Grad von Dominanz. Man sieht dies Verhalten normalerweise nur bei kämpfenden Tieren, etwa wenn eine nestfremde Wespe eingedrungen ist. Solche Kämpfe enden stets mit der Flucht oder dem Tod des schwächeren Tieres. Für *Sulcopolistes* ist es dagegen bezeichnend, daß sie sich mit einem ritualisierten Kampf-Verhalten die Reaktionsweise ihrer Wirtstiere



Abb. 5. — Die verschiedenen Körperhaltungen von *S. atrimandibularis* (hell) und *P. bimaculatus* (punktiert) beim Austauschflüssiger Nahrung (a) und während der Dominanzreaktion (b-d).

zunutze macht. Die Begegnungen sind ganz harmlos, werden von den Wirtswespen aber furchtsam respektiert. So erhält sich die Schmarotzerkönigin ihre Vormachtstellung auf der Wabe.

Die Eroberung eines Wirtsnestes durch ein Weibchen von *Sulcopolistes*

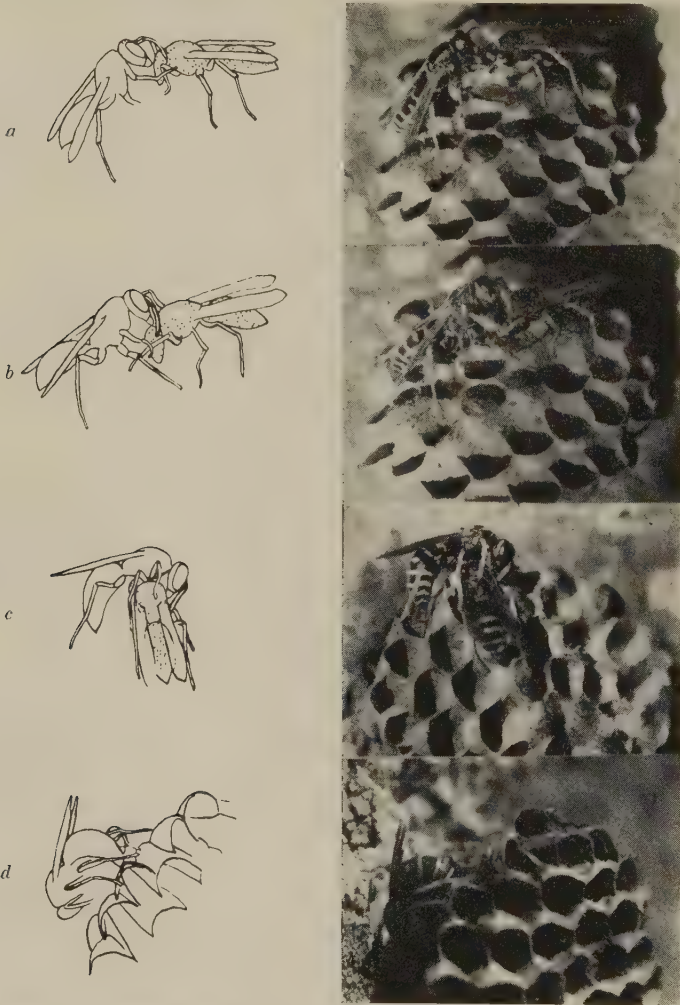


Abb. 6. — Ablauf der Dominanzreaktion von *S. atrimandibularis* (hell), z. T. aus getrennten Szenen kombiniert.

a) Beginn; b) das Bestreichen mit den Antennen wird intensiver; c) Aufreiten; d) Einkrümmen des Abdomens und Zielen des Stachels nach Nacken und Taille der Wirtswespe (punktiert), diese ist hinter die Wabe geflüchtet. (a-c) Montgenèvre 1957, (d) Audescio 1956.

wurde bisher nicht beobachtet. Weyrauch mutmaßte, daß die überaus kräftigen und besonders strukturierten Mandibeln der *Sulcopolistes*-Arten beim Kampf mit der Wirtskönigin die entscheidende Rolle spielten. Die absonderlich geformten Mandibeln faßte er geradezu als Anpassung an

solche Kämpfe auf. Für ebendasselbe Primat der Mandibelbewaffnung führten de Beaumont und Matthey außerdem die geringere Stechlust ihrer *Sulcopolistes*-♀♀ im Vergleich mit der jeweiligen Wirtsart an. Letztere Beobachtung ist aber nur insofern richtig, als legekräftige *Polistes*- und *Sulcopolistes*-♀♀ gewöhnlich träger als die ♂♂ sind. In Wirklichkeit besteht gar kein Unterschied im Gebrauch der Mandibeln. Ihre merkwürdige Form läßt sich durch Nichtgebrauch für den Nestbau entstanden denken. Skulpturen sind für luxuriierende Körperteile typisch.

Das erste Erscheinen an der Wabe und ihre Besetzung durch *S. atrimandibularis* habe ich in der Natur nicht erlebt. Derselbe Vorgang läßt sich jedoch leicht im Experiment reproduzieren, wenn man die *Sulcopolistes* Königin auf ein nicht usurpiertes Nest überträgt. Ende August 1956 habe ich mit 2 *atri*-Königinnen an Nestern von *P. bimaculatus* mehrere solcher Uebertragungen vorgenommen.

Ich hielt die Völker in kleinen Holzkästen (Abb. 7), deren Glasscheibe zum Schutz vor Vögeln nur einen Spalt weit zurückgeschoben war. Beiden Uebertragungsversuchen muß man diesen Spalt schließen, damit das hinzugesetzte Tier am Entkommen verhindert und eventuell zum Besetzen der Wabe veranlaßt wird.

Auf den *bimaculatus*-Nestern befanden sich zwischen 6 und 10 Arbeiterinnen. Zunächst wurde der unfreiwillige Eindringling in allen Fällen wütend überfallen und durch Umklammern, Beißen und Stechen zu vertreiben und zu töten gesucht. In keinem Falle jedoch ließ sich die hinzugesetzte *atri*-Königin einschüchtern, eine zugesetzte *bimaculatus*-Königin überlebt den Kampf häufig nicht. Regelmäßig wurde der Spieß nach wenigen Minuten umgedreht, die oben beschriebenen langsamen Stechaktionen setzten ein. Ein und dieselbe Königin habe ich auf diese Weise an einem Vormittag dreimal das Nest wechseln lassen. Stets gelang es ihr in weniger als einer halben Stunde, alle Nestbewohner zu Friedfertigkeit und Gehorsam zu zwingen. Es gelang auch sehr leicht, die Königinnen am jeweils neueroberten Nest — nach Öffnen des Käfigs — zum freien Aus- und Einfliegen zu gewöhnen.

Um zu prüfen, wie weit *S. atrimandibularis* wirtsspezifisch ist, habe ich Ende Juli 1957 eine Königin auf ein Nest von *P. nimpha* Christ übertragen. Im Gegensatz zu den Übertragungen auf *bimaculatus*-Nester endete dieser Versuch völlig negativ. Die *atri*-Königin schenkte dem Nest keine Beachtung. Bereits diese sehr nahe verwandte Wirtsart löst bei

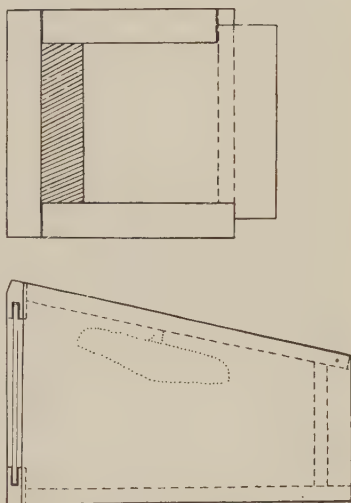


Abb. 7. — Vorder- (a) und Seitenansicht (b) der zur Haltung der Wespen benutzten Holzkäfige. Das Dach ist aufklappbar.

*S. atrimandibularis* keine Okkupationsstimmung mehr aus. Als auslösender Reiz kommt nach meinen Beobachtungen nur der Artgeruch in Betracht; morphologische und ethologische Unterschiede der einzelnen Wirtsarten bestehen praktisch nicht, während nestoökologische und geographische Verschiedenheiten sich als hierfür bedeutungslos erweisen. Der Befund in der Natur lehrt, daß *S. atrimandibularis* selektiv auf *P. bimaculatus* reagiert. *P. nimpha* gehört nicht zu ihren Wirten.

Der Schmarotzer wurde aber schon vor längerer Zeit in Sizilien (Messina) und in Ägypten gefangen, wo *Polistes bimaculatus* nicht vorkommt. Weyrauch vermutete deshalb, daß die Art im Süden auch bei *Polistes foederatus* Kohl parasitierte. In der Tat ist es mir gelungen, *S. atrimandibularis* als Parasit auf Nestern von *P. omissus* Weyrauch nachzuweisen (1).

Am 10.6.57 fand ich *S. atrimandibularis* bei Castrovillari am Fusse des Mte-Pollino (Kalabrien). Von den Wirtsarten gibt es dort nur *P. gallicus* und *P. omissus*. Der nächste bekannte (und südlichste) Fundort von *P. bimaculatus* in der Sila liegt ca. 70 km entfernt.

Auf 218 *omissus*-Nestern fand sich 2 mal ein ♀ von *S. atrimandibularis*. Beide Tiere waren auffallend klein. Die *omissus*-Königin fehlte auf beiden Nestern, dagegen befanden sich auf ihnen 5 bzw. 6 Arbeiterinnen. Das eine der *atri*-Weibchen konnte ich beim Legen beobachten. Die für *S. atrimandibularis* charakteristischen Dominationen sah ich diese beiden Königinnen jedoch nur andeutungsweise ausführen. Eines der parasitierten Nester war am nächsten Tag leider ausgeraubt. Die Schmarotzerkönigin des anderen Nests wechselte nach 5 Tagen auf ein benachbartes Nest (1 m Entfernung) über, welches 1 Königin und 9 Arbeiterinnen enthielt. Auch auf diesem Nest fehlte fortan die *omissus*-Königin. Da mir die Schmarotzerkönigin dieses Nests bei Versuchen entfloß, bleiben die Beobachtungen fragmentarisch. Es scheint so, als ob sich die süditalienische *S. atrimandibularis* im Verhalten von ihren nördlichen Artgenossen etwas unterscheidet. Ob *P. omissus* der ursprüngliche Wirt ist, oder ob sich beide Wirtsverhältnisse unabhängig voneinander entwickelt haben, läßt sich vorerst nicht entscheiden. Es könnte sein, daß *P. bimaculatus* aus den süditalienischen Gebirgen seit der durch Entwaldung eintretenden Wasserlosigkeit verschwindet und ihr Parasit sekundär auf *P. omissus* übergeht. In der völlig entwaldeten Montagna der Region von Messina fehlt *P. bimaculatus* nach meiner Untersuchung gänzlich, doch möchte ich annehmen, daß die Art dort ehemals vorhanden war.

#### 4. — Verhalten der jungen ♂♂ und ♀♀ von *S. atrimandibularis*.

Das Verhalten der jungen ♂♂ und ♀♀ von *S. atrimandibularis* habe ich im Terrarium ausführlich beobachtet. Der Behälter mit einem parasitierten *bimaculatus*-Nest aus Audescio stand im Freien (bei München) und ent-

(1) *P. omissus* ist mit *P. foederatus* nahe verwandt, wenn nicht überhaupt identisch.

sprach in seiner Bepflanzung, Besonnung und Durchlüftung weitgehend den natürlichen Verhältnissen. Die nach und nach schlüpfenden Wespen wurden individuell markiert, soweit sie sich nicht nach Clypeus-Zeichnung usw. unterscheiden ließen. Beobachtet wurde von Ende August bis Ende Oktober 1956.

Genau wie bei *Polistes* schlüpfen die ♂♂ überwiegend vor den ♀♀. Die Männchen bekommen je nach der Temperatur nach etwa 5—10 Tagen grünliche Augen. Histologisch handelt es sich dabei um einen Schwund von Pigment aus den Haupt- und Nebenzellen der Ommatidien (n. mündl. Mitteilung von Dr. Stockhammer-Göttingen). Eine ähnliche Erscheinung findet sich bei vielen Insektengattungen und soll angeblich die Fähigkeit erhöhen, rasche Bewegungen wahrzunehmen. Im Terrarium gingen der Beginn der Grünäugigkeit, das Interesse an ♀♀ der eigenen Art und die Rivalität zwischen den ♂♂ ungefähr gleichzeitig einher.

Die ♂♂ von *Sulcopolistes* sind wie die von *Polistes* untereinander äußerst unverträglich. Auf ihre Weise zeigen auch sie — gleich den Königinnen auf der Wabe — eine starke Rivalität. In der Beengung des Terrariums endeten die Verfolgungen und Beißereien der Männchen nicht selten mit dem Verlust von Fühlern oder Gliedmaßen. Auch von anderen Hymenopteren, *Anthophora* (Verhoeff, 1892) sind ähnliche Kämpfe beschrieben worden.

Im übrigen verläuft die Jugendzeit nach dem Ausschlüpfen bei ♂♂ und ♀♀ gleich. Nach etwa 10 Tagen gibt es Anzeichen der Geschlechtsreife. Die ♂♂ fixieren, verfolgen und stimulieren die ♀♀ unter erregtem Vorstrecken und Entrollen ihrer gekrümmten Antennen und umklammern sie zuletzt. Die Bewegungsfolgen sind jedoch nicht artspezifisch. Eine Begattung im Terrarium erfolgte trotz aller Versuche seitens der ♂♂ nicht; wahrscheinlich ist für die ♀♀ vorher Freiflug und Blütenbesuch nötig. Sicher findet die Paarung im Herbst statt, denn nach dem ersten Frost waren sämtliche ♂♂ tot.

Entwicklung zweier fast gleichalter Jungtiere (♂ u. ♀) von *Sulcopolistes atrimandibularis*:

| ♂                                                                                          | ♀                                                                      |
|--------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------|
| 6.9. geschlüpft, schwarze Augen.                                                           |                                                                        |
| 7.9. ventiliert auf d. Nest.                                                               | 7.9. geschlüpft.                                                       |
| 8.9. versucht <i>bimaculatus</i> -♀ zu begatten, wird abgewiesen. 1. Ausflug vom Nest.     | 8.9. ventiliert auf d. Nest.                                           |
| 10.9. besucht <i>Solidago</i> -Blüten, versucht erneut, <i>bimaculatus</i> -♀ zu begatten. | 10.9. erste Ausflüge v. Nest.                                          |
| 16.9. Beginn d. Grünäugigkeit                                                              |                                                                        |
| 18.9. Starke Rivalität gegen andere ♂♂. Erstes Interesse an ♀♀ der eigenen Art.            | 18.9. wird zum 1. Mal von <i>atri.</i> -♂ umworben.                    |
| 19.9. Zahlreiche Begattungsversuche an <i>atri.</i> -♀♀.                                   | 19.9. Erste Uebernachtung außerhalb d. Nestes.                         |
|                                                                                            | 4.10. Andeutungsweise „Dominieren“ der letzten <i>bimaculatus</i> -♀♀. |
| 26.10. Tot - erster Nachtfrost.                                                            | 26.10. Schwacher Frostwinterstarre.                                    |

### 5. — Gibt es bei *S. atrimandibularis* eine rudimentäre Arbeiterkaste?

Weyrauch sah auf seinem in der Südschweiz gesammelten *atri.*-Nest neben normalen Weibchen 2 abnorm kleine Tiere. Er hielt sie für die zuerst geschlüpften und warf die Frage auf, ob es sich bei ihnen um eine rudimentäre Arbeiterkaste handeln könnte. In den Zuchten von de Beaumont u. Matthey schlüpften derartige „Zwergweibchen“ jedoch zuletzt. Sie glauben, daß es Hungerformen sind. Ich selber erhielt 1956 aus einem Nest nach einer Serie normal entwickelter Weibchen zum Schluß ebenfalls 2 kleine Tiere, 1 ♂ und 1 ♀. Sie glichen im Verhalten ganz ihren größeren Nestgeschwistern. Eine rudimentäre Arbeiterkaste gibt es bei *S. atrimandibularis* wohl nicht. Ganz leicht zu widerlegen ist eine solche Annahme allerdings nicht. Obwohl wir die kleinen *Sulcopolistes*-♀♀ nicht „arbeiten“ sehen, könnte es sich um Individuen handeln, welche ähnlich den «individus-β» von Deleurance (1952) aus Mangel an Reservestoffen keine oder nur eine kurze Ovarien- und Aktivitätshemmung (Diapause) erleiden. Fehlen der Diapause ist aber charakteristisch für die Arbeiterin.

### 6. — Vergleich des Verhaltens der ♀♀ von *Polistes* und *Sulcopolistes*.

Eine vergleichende Uebersicht der augenfälligsten Tätigkeiten der ♀♀ möge den Unterschied zwischen *Polistes* und *Sulcopolistes* noch einmal verdeutlichen. Die Tabelle gilt zugleich für die beiden noch folgenden Schmarotzerarten.

|   | <i>Polistes</i>           | <i>Sulcopolistes</i>     |
|---|---------------------------|--------------------------|
| ♀ | Holzmasse abschaben-bauen |                          |
| ↑ | Wasserholen-verspritzen   |                          |
|   | Beutefang-verfüttern      |                          |
|   | Beutefang                 | Beutefang                |
|   | Austausch flüss. Nahrung  | Austausch flüss. Nahrung |
|   | Ventilieren               | Ventilieren              |
|   | Zellinspektion            | Zellinspektion           |
| ↓ | Legen                     | Legen                    |
| ♀ | Dominanzreaktionen        | Dominanzreaktionen       |

Wirts- und Schmarotzerkönigin verhalten sich, von den Dominationsgebärden der *Sulcopolistes* abgesehen, völlig gleich. Der Unterschied besteht lediglich darin, daß das *Polistes*-♀ zu Anfang selber Arbeiter-Tätigkeiten verrichtet und sich auch später noch weitgehend zur Arbeiterin umstimmen läßt. Bei *Sulcopolistes* hingegen ist ein einseitiger Ausfall der höher spezialisierten Instinkte erfolgt und zugleich die Arbeiterkaste verschwunden. Zweifellos hängt dieser Ausfall mit der Dominanz des *Sulcopolistes*-♀ engstens zusammen. Pardi's Anschauung, von der zwingenden Logik der Deleurance'schen Versuche zunächst überführt und hinausgeworfen, kommt durch die Lücke in der Tabelle wie durch ein Hintertürchen wieder herein.

III. — *SULCOPOLISTES SEMENOWI* F. MORAWITZ1. — *Vorkommen und Oekologie.*

De Beaumont u. Matthey fanden 1944 diese Wespe bei Martigny im oberen Rhône-tal (Schweiz) 2 mal auf Nestern von *P. gallicus* L. parasitierend. Sie bestätigten die schon von Weyrauch geäußerte Vermutung, daß der Wirt von *S. semenowi* *Polistes gallicus* sei. Weitere biologische Daten wurden bisher nicht bekannt.

Meine Beobachtungen an *S. semenowi* betreffen 4 parasitierte Nester aus dem Champ de Bès (Basses-Alpes), August 1957. Ein einzelnes ♀ fing ich bei La Béguide (30 km südl. Digne) auf Wolfsmilchblüten (*Euphorbia*). Außer der bereits bekannten Wirtsart *P. gallicus* L. stellte ich als einen weiteren Wirt *Polistes nimpha* Christ fest. *Sulcopolistes semenowi* hat am gleichen Ort 2 Wirte.

Ueber den zahlenmäßigen Befall der Nester im Champ de Bès mit *S. semenowi* war kein zuverlässiges Bild zu erhalten. Sowohl *P. gallicus* als auch *P. nimpha* nisten dort ungemein verborgen. Am Wasser erschienen diese Arten zahlreich, ihre Nester habe ich jedoch erst nach mühsamer Suche entdeckt: *Gallicus* nistete unter Steinhaufen, *nimpha* dagegen unter den römischen Dachziegeln und mit Vorliebe in hohlen Mauersteinen. Man kann ihnen dort nur schwer beikommen.

Von 4 *gallicus*-Nestern waren 2 parasitiert }  
 Von 6 *nimpha*-Nestern waren 2 parasitiert } = 40 %

Trotz dieser wenigen Funde hat man den Eindruck, daß der Befall der Nester mit *S. semenowi* im Champ de Bès sehr erheblich war.

Die 4 befallenen Nester waren recht unterschiedlich entwickelt.

- Nr. 1 (*gallicus*) 150 Zellen, mit 1 *semenowi*-♀, 7 *gallicus*-♀♀ und 1 *gallicus*-Königin (1.8.57).  
 Nr. 2 (*nimpha*) 50 Zellen, mit 1 *semenowi*-♀, 3 *nimpha*-♀♀ und 1 *nimpha*-Königin (2.8.57).  
 Nr. 3 (*nimpha*) 30 Zellen, mit 1 *semenowi*-♀ und 1 *nimpha*-Königin (2.8.57).  
 Nr. 4 (*gallicus*) 250 Zellen, mit 24 *gallicus*-♀♀, teilweise sehr abgeflogen, sodaß sich eine etwaige Königin nicht mehr identifizieren ließ. Auf diesem Nest schlüpften bereits zahlreiche *semenowi*-♂♂ und ♀♀ (9.8.57).

Der verschiedene Entwicklungszustand der Nester zeigt an, daß sich der Zeitpunkt der Okkupation durch den Schmarotzer in ziemlich weiten Grenzen bewegt, wo es ein Klima mit langem Sommer und viel Sonne gestattet. In den Basses-Alpes ist dies in hohem Maße der Fall.

Alle Nester, ausgenommen vermutlich das weit vorausentwickelte Nest Nr. 4, enthielten neben dem *semenowi*-♀ noch die Wirtskönigin. Diesen Wesenszug im Verhältnis zum Wirt hat *S. semenowi* mit *S. atrimandibularis* gemeinsam. Allerdings fand Matthey unter dem einen seiner *semenowi*-

Nester einen « thorax desséché » und meinte, daß er wahrscheinlich der *gallicus*-Königin angehört habe. Demnach mögen auch Ausnahmen vorkommen. Das Verhalten der Königinnen von *S. semenowi* und *S. atrimandibularis* ist aber offenbar darauf zugeschnitten, daß die Wirtskönigin nach der Okkupation möglichst auf der Wabe bleibt.

## 2. — Verhalten der *semenowi*-Königin.

Bei allen 3 *semenowi*-♀♀ beobachtete ich die Dominationen. Sie verhielten sich darin völlig gleich. Die Dominationsgebärden sind denen von *S. atrimandibularis* sehr ähnlich. Ein Unterschied besteht aber darin, daß alle Bewegungen, besonders die der Fühler, viel temperamentvoller und rascher sind. Das eigenartige Bestreichen der Wirtswespe mit den Fühlern, wie es *S. atrimandibularis* übt, ist bei *S. semenowi* in ein heftiges Fühler-schlagen verwandelt. Das langsame Aufreiten wird bei *S. semenowi* mehr zum raschen Ueberkriechen. Zunächst glaubte ich, daß die Geschwindigkeit der Dominationsreaktionen von der Temperatur beeinflußt würde, derart, daß der Unterschied zu den Dominationsgebärden von *S. atrimandibularis* in Wirklichkeit nur ein scheinbarer sei. Beim Experimentieren mit der Königin von Nest Nr. 1 Ende August in München ergab sich jedoch bei geringeren Temperaturen, daß das rasche Temperament für *S. semenowi* charakteristisch ist. Darin ähnelt die Art bereits *S. sulcifer*.

Auch das *semenowi*-♀ dominiert vor allem die Wirtskönigin. Ein spezieller Geruch, der etwa die Königin von den Arbeiterinnen unterscheidet, spielt dabei keine Rolle, er existiert offenbar nicht. Optisch wahrgenommene Aktivität löst die Dominationen aus. Dies zeigt sich, wenn man das Schmarotzer-♀ auf ein Nest bringt, von dem die Wirtskönigin vorher entfernt wurde. Sogleich fixiert sie die beweglichsten Tiere. Bei starker Erregung kann es zum Extrem kommen: wer sich auf der Wabe rührt, wird augenblicklich dominiert. Sekundär jedoch scheint die dominante Wespe nach dem 1. Treffen ihre hartnäckigsten Gegner auch am Individual-Geruch zu erkennen. Sie sucht diese nämlich mit weit vorge-streckten Fühlern immer wieder auf, um sie von neuem zu dominieren (vergl. Abb. 5 b).

## 3. — Verhalten der Wirtskönigin.

Die durch den Parasiten vom Legegeschäft abgedrängte Wirtskönigin übernimmt in verstärktem Maße die Tätigkeit einer Arbeiterin. Sehr schön war dies an dem Nest Nr. 2 zu beobachten. Normalerweise verläßt eine Königin ihr Nest nur zu kurzen Ausflügen. Diese *nimpha*-Königin dagegen flog unablässig aus, um Wasser, seltener Baumaterial heranzubringen. Zur gleichen Zeit legte das *semenowi*-♀ in das *nimpha*-Nest.

Noch drastischer war eine solche Arbeitsteilung auf dem kleinen Nest Nr. 3 zu beobachten. Daß das Erlöschen der Legetätigkeit der dominierten Wirtswespe trophische Ursachen hat, wie Pardi für die Differenzierung polygyner Nistgesellschaften annahm, ist bei einem Verband von nur 2 Königinnen ausgeschlossen. Spielt die verminderte Ernährung der Wirtswespe dabei irgendeine Rolle, ist sie erst die Wirkung der Dominanz. Ich bin geneigt, die Rivalität als das *primum movens* der sozialen Differenzierung anzusehen und sie grundsätzlich an den Anfang derartiger Ueberlegungen zu stellen.

Wie bei den *nimpha*-Nestern war auch auf Nest Nr. 1 die *gallicus*-Königin zur aktivsten Arbeiterin geworden. Die Nester Nr. 1 und 4 habe ich noch 4 Wochen lang unter Kontrolle gehalten. Mit der reproduktiven Rolle der *gallicus*-Königinnen war es in der Tat zu Ende gewesen. Außer den bereits vorhanden gewesen *gallicus*-♀♀ ist kein einziges ♂ oder ♀ von *P. gallicus* mehr geschlüpft.

#### 4. — Probleme in den Wirtsverhältnissen von *S. semenowi*.

Die Tatsache, daß *S. semenowi* am gleichen Ort sowohl bei *P. gallicus* als auch bei *P. nimpha* schmarotzt, wirft mehrere Fragen auf. Die Nester beider Arten haben die gleiche Zellenweite und finden sich zuweilen nebeneinander im selben Versteck, unter dem gleichen Dach. Ist das Benutzen verschiedener Wirte eine zufällige Verirrung, oder ist es normal? Geht diese Art vielleicht gegenwärtig von dem einen auf einen anderen Wirt über? Welches wäre dann der ursprüngliche Wirt?

Am 2.8.57 habe ich die *semenowi*-Königin des *gallicus*-Nestes auf ein *nimpha*-Nest übertragen, desgleichen die *semenowi*-Königin eines *nimpha*-Nestes auf ein *gallicus*-Nest. Hier der Verlauf des ersten Versuches.

Im Zuchtkästchen ein *nimpha*-Nest mit 6♀♀.

*Semenowi*-♀ von *gallicus*-Nest Nr. 1 wird hineingesetzt. Dieses wittert sofort mit den Antennen nestwärts. Fixierbewegungen, geht auf das Nest, wird von *nimpha*-♀♀ wütend angefallen, besiegt alle♀♀ — soweit sie aggressiv sind — umklammert, stechend und beißend am Boden, entert danach sofort wieder die Wabe. Affinität zu *nimpha* ist sichtlich sehr groß.

Hochinteressant ist auch der 2. Versuch :

*Semenowi*-♀ von *nimpha*-Nest Nr. 2 auf ein großes *gallicus*-Nest gesetzt. Um es ihm „leicht zu machen“, sind dem Nest nur 3♀♀ und 2♂♂ belassen worden. *Gallicus*-♀♀ beißen *semenowi*-♀ wütend weg. Der Versuch ist negativ, bis zum Abend ist *semenowi*-♀ nicht auf das Nest gegangen. — Am Morgen des 3. 8. ist *semenowi*-♀ doch auf dem Nest, von den 3♀♀ nicht mehr behelligt. Bei Zusatz einer Königin von *S. atrimandibularis* (auf Art- und Gattungsgenossen reagieren *Sulcopolistes*-♀♀ äußerst heftig) erweist sich, daß *S. semenowi* Herrin des Nestes geworden ist. Fixierbewegungen und Vorstöße gegen *atrimandibularis*-♀, auch von Seiten der *gallicus*-♀♀. Sowie diese jedoch wilder werden, konsequentes Dominieren (Verfolgen, Fühlertrillern, Aufreiten, Stechintentionen) durch das *semenowi*-♀. *Semenowi*-♀ von nun an freifliegend auf dem *gallicus*-Nest, ist demnach bei *nimpha* und *gallicus* gleich gut zu Hause.

Beide Nester wurden von den zugesetzten Schmarotzerköniginnen also angenommen. Das *gallicus*-Nest stammte aus einem oberitalienischen Ort (Pianico), das *nimpha*-Nest stammte aus Südtirol. Wahrscheinlich ist der Artgeruch auch bei weit voneinander entfernten Populationen unverändert. Ein Uebertragungsversuch von *S. semenowi* auf ein Nest von *P. associus* Kohl aus Sperlonga am 28. 5. 57 in München glückte nicht. *Polistes nimpha* Christ dagegen ist zweifellos reguläre Wirtsart von *S. semenowi*.

Bei *Polistes gallicus* schmarotzt neben *Sulcopolistes semenowi* auch *S. sulcifer*. Man möchte aber daran zweifeln, ob sich auf ein und derselben Wirtsart, d. h. in der gleichen ökologischen Nische, 2 verschiedene Schmarotzer entwickelt haben. Viel näher liegt die Annahme, daß jede der beiden Arten sich ursprünglich auf einer getrennten Wirtsart entwickelt hat. Es gibt dafür einen Hinweis. *S. semenowi* und *S. sulcifer* sind zwar weit über das Mediterrangebiet verbreitet, doch im Einzelnen schließen sich die Vorkommen beider Arten nahezu aus (vergl. Karte). In den Bereichen von *S. sulcifer* ist *P. gallicus* die überwiegende oder einzig vorhandene Wirtsart. In den Gebieten von *S. semenowi* dagegen herrscht bei weitem *P. nimpha* vor. Im großen Maßstab wird dieses beim Vergleich von Oberitalien (*gallicus*) und Südfrankreich (*nimpha*) deutlich. Eine Gegenüberstellung der *Polistes*-Faunen von *Sulcopolistes*-Fundorten ergibt das gleiche Bild. Die nachstehende Liste enthält nur Arten, die ich selber gesehen und nur Fundorte, die ich selbst besucht oder entdeckt habe (Ausnahme Valle de Ordesa). Die Reihenfolge der Arten entspricht ungefähr ihrer Häufigkeit.

Die *Polistes*-Faunen in den Bereichen von *S. semenowi* und *S. sulcifer*:

| <i>S. semenowi</i> .                                                                                           | <i>S. sulcifer</i> .                                                |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------|
| Aosta : <i>nimpha</i> .                                                                                        | Camigliatello (Sila) : <i>gallicus</i> .                            |
| Oberes Rhôneetal (Wallis) : <i>nimpha</i> , <i>gallicus</i> , <i>bimaculatus</i> .                             | Castrovillari : <i>omissus</i> , <i>gallicus</i> .                  |
| Champ de Bès (Basses-Alpes) : <i>nimpha</i> , <i>gallicus</i> , <i>omissus</i> , <i>bimaculatus</i> .          | Sperlonga : <i>foederatus</i> , <i>gallicus</i> , <i>associus</i> . |
| La Bégude : <i>nimpha</i> , <i>gallicus</i> , <i>omissus</i> .                                                 | Corna, Lóvere u. Pianico : <i>gallicus</i> .                        |
| Salin de Badon (Camargue) : <i>nimpha</i> .                                                                    |                                                                     |
| Fréjus (1) : <i>nimpha</i> .                                                                                   |                                                                     |
| Valle de Ordesa (Pyrenäen) : <i>bimaculatus</i> , <i>nimpha</i> , <i>gallicus</i> (nach Senckenberg-Sammlung). |                                                                     |

Der auffallende Unterschied zwischen den *Polistes*-Faunen läßt vermuten, daß das Vorkommen der beiden Schmarotzerarten ursprünglich mit der Verbreitung zweier Wirtsarten zusammenhängt. Der Liste nach zu urteilen, wäre *P. nimpha* die eigentliche Wirtsart von *S. semenowi*. Falls dies stimmt, könnte man fragen, warum geht *S. semenowi* auf *P. gallicus* über?

(1) Berland (1942) glaubte in einem ♂ von Fréjus *S. sulcifer* vor sich zu sehen. Da am gleichen Ort eine Anzahl *semenowi*-♂♂ gefangen wurden und die ♂♂ beider Arten äußerst ähnlich sind, hat es sich höchstwahrscheinlich gleichfalls um *S. semenowi* gehandelt. *S. sulcifer* ist aus Frankreich sonst gänzlich unbekannt.

Möglicherweise ist die fortschreitende Entwicklung zur Polygynie bei *P. nimpha* daran Schuld. Die Art nistet im Süden ausschließlich unter Dächern, was Polygynie sehr begünstigt. Es sind kaum noch natürliche Niststätten von *P. nimpha* bekannt. In der Durance-Ebene und in der Camargue sah ich Nester von ca. 800 Zellen, ohne Zweifel polygynen Ursprungs. Solche volkreichen Nester meidet *Sulcopolistes*, vermutlich, weil sie kaum zu erobern sind. Bezeichnenderweise waren von den 6 im Champ de Bès gefundenen *nimpha*-Nestern gerade die beiden kleinsten parasitiert. Die im Süden meist frei angelegten Nester von *P. gallicus* sind dagegen durchweg monogyn und gelangen kaum je über 250 Zellen hinaus (Bestimmte Populationen machen davon Ausnahmen). Die Entwicklung des Brutparasitismus von *S. semenowi* scheint in Richtung des geringsten Widerstandes weiterzugehen.

### 5. — Schlupffolge und Verhalten der jungen ♂♂ u. ♀♀.

Auf den reichlich mit Brut versehenen *gallicus*-Nestern Nr. 1 und Nr. 4 schlüpften nach und nach zahlreiche *semenowi*-♂♂ und ♀♀. Für Rudimente einer Arbeiterkaste ergab sich kein Anhaltspunkt. Männchen und Weibchen schlüpften sehr deutlich nacheinander. An Nest Nr. 4 (Abb. 8) läßt sich das veranschaulichen. Die leeren Zellen entsprechen ziemlich genau der Zahl der geschlüpften ♂♂, aus den gedeckelten Zellen krochen fast nur noch ♀♀ aus. Die Entwicklung schreitet von innen nach außen fort, zuweilen sogar in 2 Wellen, wie auf dem abgebildeten Nest. Dies Nest lieferte rund 100 *semenowi*-♀♀. Eine solche Zahl dürfte ausreichen, um im folgenden Jahr sämtliche Wirtsnester der Umgebung zu infizieren. Ich bin überzeugt, daß die *Sulcopolistes*-Arten am Massenwechsel ihrer Wirtsarten wesentlich beteiligt sind.

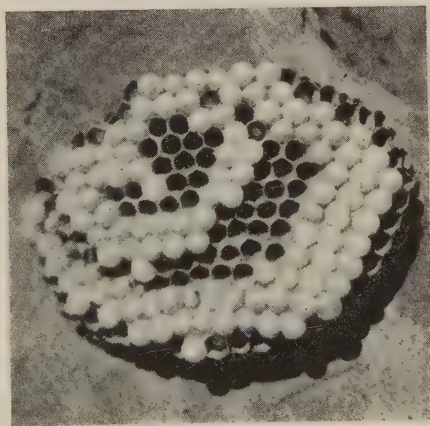


Abb. 8. — Ein von *S. semenowi* parasitiertes *gallicus*-Nest. Die gedeckelten Zellen entsprechen ziemlich genau den später geschlüpften ♀♀. Die ♂♂ (leere Zellen innerhalb der beiden Brutkränze) sind fast vollzählig geschlüpft. Champ des Bès, 9.8.57.

Die Beobachtung des Verhaltens junger *semenowi*-♂♂ und ♀♀ erbrachte keine Besonderheiten gegenüber dem von *S. atrimandibularis*. Charakteristisch war wiederum die starke Rivalität unter den ♂♂. Eine Paarung im Terrarium zu erzielen, ist wie bei *S. atrimandibularis* nicht geglückt.

IV. — *SULCOPOLISTES SULCIFER* ZIMM.1. — *Vorkommen und Oekologie.*

Weyrauch bewies als erster die Schmarotzernatur von *S. sulcifer* (Abb. 1). Er entdeckte 1936 in der Po-Ebene ein *sulcifer*-♀ auf einer *gallicus*-Wabe, aus welcher im September nur noch ♂♂ und ♀♀ von *S. sulcifer* schlüpften. Giordani Soika (zit. nach Guiglia, 1948) fand am Mte. Circeo ein *gallicus*-Nest, auf welchem sich beide Spezies, *gallicus* und *sulcifer* befanden; auch auf diesem Nest schlüpften später nur noch Exemplare von *S. sulcifer*. De Beaumont u. Matthey berichteten 1945 über 2 von *S. sulcifer* parasitierte *gallicus*-Nester aus der Südschweiz.

Meine Beobachtungen an *S. sulcifer* erstrecken sich auf insgesamt 17 parasitierte Nester, die ich 1957 im Juni bei Castrovillari (Kalabrien) und Sperlonga (Mittelitalien) und im Juli bei Corna, Lóvere und Pianico (Val Camonica, Oberitalien) entdeckte. Die Wirtsart war fast in allen Fällen *Polistes gallicus*. In zwei Ausnahmefällen befanden sich die *sulcifer*-♀♀ auf Nestern von *P. omissus* (Castrovillari). Dies abweichende Verhalten konnte bei dem einen Nest eindeutig erklärt werden.

An keinem der genannten Orte war *P. gallicus* besonders häufig. Die Anzahl der von *S. sulcifer* befallenen Nester ist darum bemerkenswert.

|                            |                                                    |   |     |          |
|----------------------------|----------------------------------------------------|---|-----|----------|
| Castrovillari :            | von 15 <i>gallicus</i> -Nestern 10 paras. = 66,6 % |   |     |          |
| Sperlonga :                | — 2 —                                              | — | 1 — | = 50 %   |
| Corna, Lóvere u. Pianico : | — 6 —                                              | — | 4 — | = 66,6 % |

An vielen anderen Orten sah ich Kolonien von *Polistes gallicus* ohne die Schmarotzerart. Es ist daher unangebracht, aus der Tabelle auf einen annähernd konstant bleibenden Befall zu schließen; er schwankt vielmehr von Null bis zum Extrem. Bei Castrovillari, wo *P. omissus* im gleichen Biotop (Felsenheide, Macchia) sehr häufig ist, hatte ich den Eindruck, daß die Population von *P. gallicus* gegenwärtig geradezu aufgerieben wird. Für den beginnenden Mangel an Wirtsnestern ist der Fund zweier *sulcifer*-♀♀ auf *omissus*-Nestern bezeichnend.

|                                 |                 |
|---------------------------------|-----------------|
| Von 15 <i>gallicus</i> -Nestern | 10 parasitiert. |
| Von 218 <i>omissus</i> -Nestern | 2 parasitiert.  |

Die Seltenheit der Sulcopolistinen wurde bisher damit erklärt, daß sie überhaupt nur dort vorkommen könnten, wo ihre Wirtsart hinreichend häufig ist. Aus diesem Grunde hoffte ich, den Sulcopolistinen in den Oasen Südtunesiens, Tozeur und Nefta, zu begegnen, wo *P. gallicus* massenhaft vorkommt. Indessen scheinen die Sulcopolistinen dort völlig zu fehlen (vergl. Karte, Abb. 2) das ist wohl der Grund für die extreme Häufigkeit von *P. gallicus*.

Bis auf eines waren alle befallenen Nester klein (35—70 Zellen) und unzweifelhaft monogynen Ursprungs. Nur dasjenige von Pianico mit 300

Zellen und 25 ♀♀ machte hiervon eine Ausnahme. Dieses Nest muß deshalb gesondert erwähnt werden, weil auf ihm später nur *gallicus*-Brut schlüpfte. Das *sulcifer*-♀ hingegen hatte keine Nachkommenschaft. Möglicherweise ist es zu spät auf diesem Nest erschienen und hat sich gegen die zahlreichen Bewohner nicht mehr durchgesetzt.

Der Zeitpunkt, wann das *sulcifer*-♀ auf der Wabe erscheint, ließ sich bei den Nestern von Castrovillari annähernd bestimmen. Unter den 10 Nestern enthielten am 11. Juni :

|            |                       |                              |
|------------|-----------------------|------------------------------|
| 2 Nester : | 1 <i>sulcifer</i> -♀, | 0 <i>gallicus</i> , Brut.    |
| 6 Nester : | 1 <i>sulcifer</i> -♀, | 1 <i>gallicus</i> -♀, Brut.  |
| 1 Nest :   | 1 <i>sulcifer</i> -♀, | 2 <i>gallicus</i> -♀♀, Brut. |
| 1 Nest :   | 1 <i>sulcifer</i> -♀, | 4 <i>gallicus</i> -♀♀, Brut. |

2 Nester waren demnach eben erst von *sulcifer* besetzt worden. Bei den übrigen Nestern lag der Zeitpunkt der Inbesitznahme schätzungsweise 1—2 Wochen zurück. Den Versuche einer Okkupation eines *gallicus*-Nestes mit 1 Königin konnte ich am 15. 6. in der Natur direkt beobachten (vergl. weiter unten). Der Termin bewegt sich also auch bei dieser Art nicht in engen Grenzen. Die Hauptinvasionszeit dürfte Anfang Juni gewesen sein.

Wie *S. atrimandibularis* und *S. semenowi* erobert offenbar auch *S. sulcifer* — zumindest in manchen Fällen — bereits vor dem Schlüpfen der ersten Arbeiterin das Nest. Jedoch im Unterschied zu den beiden anderen Arten verdrängt sie die Wirtskönigin. Die Eroberin lebt dann für kurze Zeit allein auf der Wabe.

Unter einem der beiden Nester, die nur das *sulcifer*-♀ enthielten, lag der wenige Tage alte Kadaver einer *gallicus*-Königin. Sonst habe ich unter keinem der parasitierten Nester ein getötetes *gallicus*-♀ gefunden. Es ist bemerkenswert, daß die Wirtskönigin neben dem Weibchen von *S. semenowi* auf dem Nest bleibt. Das Zusammenleben mit dem viel stärkeren und temperamentvolleren Weibchen von *S. sulcifer* ist der *gallicus*-Königin aber anscheinend unmöglich.

## 2. — Das Schmarotzerverhalten von *S. sulcifer*.

Auf der von *S. sulcifer* besetzten Wabe versuchen alsbald die frischgeschlüpfen *gallicus*-♀♀, den Rang der verschwundenen Königin einzunehmen. Sie werden jedoch von dem *sulcifer*-♀ unterdrückt, so daß keine Drohnenmütterchen entstehen, was sonst auf Nestern, denen eine befruchtete Königin fehlt, stets der Fall ist. Das Dominationsverhalten von *S. sulcifer* ist charakteristisch und weicht von dem der Arten *S. atrimandibularis* und *S. semenowi* merklich ab. Das *sulcifer*-♀ erhebt sich von vorn oder seitlich über die *gallicus*-Wespe und leckt und bekaut bei sehr lebhaftem Fühlerschlag deren Kopf und Thorax, vornehmlich hinter Wangen und Taille. Das so unterdrückte Individuum rührt sich nicht

(Abb. 9, zum Vergleich Abb. 10). Ein Aufreiten und Bedrohen mit dem Stachel wie bei den anderen beiden Arten habe ich bei *S. sulcifer* gegenüber ihrer Wirtsart nicht bemerkt.

*Sulcopolistes sulcifer* war die einzige Art, bei der ich den Versuch einer

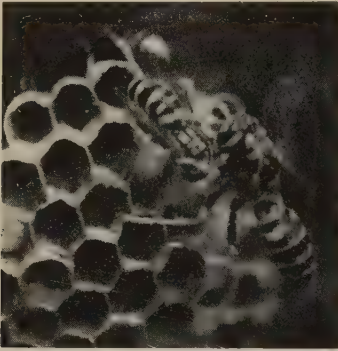


Abb. 9. — Dominationsverhalten von *S. sulcifer* (hell) : Umklammern, Lecken und Bekauen von Kopf und Thorax der Wirtswespe (punktiert), hier ausnahmsweise mit ventilieren Verbunden. Akinese der Wirtswespe ! Castrovillari, 14.6.57.

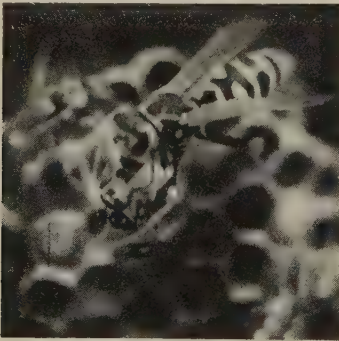


Abb. 10. — Zum Vergleich mit Abbildung 9 hier eine normale Fütterungsreaktion. Beide Partner betrihlern sich lebhaft, die Wirtswespe fällt nicht in Akinese. Castrovillari.

Nest-Okkupation in Natur miterleben konnte. Zunächst habe ich den Kampf experimentell herbeigeführt.

In einem kleinen Käfig zum Aus- und Einfliegen, durch eine Glasscheibe verschließbar, befindet sich ein *gallicus*-Nest mit einer Königin und bereits gedeckelter Brut. Am 11.6.57 setze ich ein *sulcifer*-♀ hinzu und beobachte durch das Glas: *Sulcifer* schlägt sehr rasch mit den vorausgestreckten Antennen, wittert das Nest. *Gallicus*-♀ hat den Fremdling im Kasten auch schon bemerkt, sitzt hochauferichtet, mit offenen Mandibeln und weitgespreizten Antennen auf der Wabe. *Sulcifer*, noch unsicher, nähert sich von der Kastenwand her, *gallicus* stößt mehrmals wütend vor, löst sich darauf vom Nest und stürzt sich auf *sulcifer*, umklammert, beißt, versucht zu stechen. Beide wälzen sich am Boden des Kastens. *Sulcifer* wehrt sich kräftig, beißt, versucht ebenfalls einen tödlichen Stich anzubringen. *Gallicus* entkommt, besetzt das Nest, *sulcifer* sucht jetzt zielstrebig das Nest zu erreichen, wird erneut äußerst heftig von *gallicus* angegriffen. Umklammert liegen sie am Boden, beißend und stechend. Seit Kampf-

beginn sind etwa 3 Minuten vergangen. Plötzlich ändert sich das Verhalten von *gallicus*. Sie läßt ab, flieht, geht nicht mehr auf das Nest. *Sulcifer* besetzt sofort die Wabe und beginnt, die Zellen zu inspizieren. Die besiegte und an der Flucht gehinderte *gallicus*-Königin stellt sich anderntags wieder auf der Wabe ein, von nun an furchtsam und friedfertig.

Mit demselben Nest machte ich am 17.6.57 einen zweiten Versuch: Auf dem Nest befinden sich 4 inzwischen geschlüpfte *gallicus*-♀♀ ohne die Nestgründerin. Ich setze ein *sulcifer*-♀ dazu. Es ist sichtlich stark behindert durch ein verkrüppeltes, unbewegliches Mittelbein. Die dominante Arbeiterin empfängt *sulcifer* auf der Wabe, hochauferichtet greift *gallicus* an, verteidigt sich *sulcifer*, wüste Beißerei auf beiden Seiten. Erst nach einigen Minuten, recht langsam, wird *sulcifer* aggressiv und behauptet sich auf der Wabe. Die Arbeiterinnen wagen noch kleine Vorstöße, *sulcifer* beginnt mit den Dominationen, eigentliche Kämpfe finden nicht mehr statt.

Ein drittes Mal konnte ich den Kampf zwischen *sulcifer* und *gallicus* direkt im Freiland beobachten. Am 15.6.57, 11<sup>00</sup> sehe ich, wie ein kleines *gallicus*-Nest in einem niederen *Cistus*-Busch von einem *sulcifer*-♀ umschwärmt wird. Die *gallicus*-Königin, einzige Bewohnerin der Wabe, wirft sich der *sulcifer* entgegen, verfolgt sie im Flug und versucht sie aus der Nähe des Nestes zu vertreiben. Als ich mich niederbeuge, um besser beobachten zu können, flüchtet die *gallicus*-Königin, *sulcifer* besetzt darauf sofort die Wabe. Nach einigen Minuten kehrt die *gallicus*-Königin zurück und greift das *sulcifer*-♀ so heftig an, daß es schließlich davon fliegt.

Aus den geschilderten 3 Beobachtungen geht hervor, daß es eine besondere Kampfweise mit den Mandibeln auch bei *S. sulcifer* nicht gibt. Parasit und Wirtskönigin bekämpfen einander in der gleichen Weise durch Umklammern, Beißen und Stechen. Den Sieg entscheidet meist die überlegene Größe und Stärke des *sulcifer*-♀. Daß dagegen schon eine geringe physische Behinderung — das abgestorbene Mittelbein — die natürliche Ueberlegenheit der *sulcifer* schwächt, daß ferner auch die *gallicus*-Königin Sieger bleiben kann, lehren die beiden letzten Beispiele. Beispiel 1 zeigt, daß die Wirtskönigin nicht notwendigerweise getötet wird, daß sie sich vielmehr auf der Wabe unterordnet, wenn ihr die Möglichkeit zur Flucht genommen ist. In der Natur wird die überwundene Königin wohl das Weite suchen.

Einmal traf ich ein einzelnes lebendes *gallicus*-♀ auf einer *omissus*-Wabe an. Einer ihrer Fühler war abgebissen. Ich nehme an, daß es sich um eine von *sulcifer* vertriebene Königin handelte, die nun ihrerseits ein Nest der schwächeren *P. omissus* okkupiert hatte.

Dies, am 15.6. entdeckte *omissus*-Nest wurde dadurch interessant, daß sich auf ihm zwei Tage später an Stelle des *gallicus*-♀ ein *sulcifer*-♀ vorfand, nebst zweien frischgeschlüpften *omissus*-Arbeiterinnen und einer *omissus*-Königin. In der Nachbarschaft, etwa 100 m im Umkreis, gab es außer diesem noch mehr als 130 *omissus*-Nester, ferner 3 nicht parasitierte Nester von *P. gallicus*, darunter jenes, an welchem am 15.6. der *sulcifer*-Angriff abgeschlagen worden war. Das *sulcifer*-♀ auf diesem *omissus*-Nest war das Individuum mit dem abgestorbenen Mittelbein.

Aus dem sonderbaren Befund lassen sich vier Schlüsse ziehen :

1. Das *sulcifer*-♀ hat unter mehr als 130 *omissus*-Nestern dasjenige mit der *gallicus*-Königin ausgewählt. Es läßt sich auf der Suche nach einem Wirtsnest höchstwahrscheinlich nur vom Geruch eines *gallicus*-♀ leiten.

2. Das *sulcifer*-♀ hat keines der 3 normalen *gallicus*-Nester erobert. Durch das funktionslose Mittelbein geschwächt, hat es lediglich das bereits einmal vertriebene, einfühlerige *gallicus*-♀ überwinden können. Bei dem oben geschilderten erfolglosen Okkupationsversuch an einem der 3 benachbarten *gallicus*-Nester 2 Tage zuvor hat es sich möglicherweise um das gleiche *sulcifer*-♀ gehandelt.

3. Nach dem Verschwinden der ihr überlegenen *gallicus*-Königin ist die *omissus*-Königin auf ihr altes Nest zurückgekehrt. Dies muß angenommen werden, weil die durch Unfall der Königin oder durch Ausraubung mutterlos gewordenen Nester stets verlassen bleiben. Gegen das *sulcifer*-♀ verhält sich die *omissus*-Königin im Gegensatz zu *P. gallicus* nahezu indifferent. Ich hatte den Eindruck, als betrachte sie den Eindringling mehr als ein "unvermeidliches Uebel", Aggressivität gegen das *sulcifer*-♀ beobachtete ich nicht. Es wäre denkbar, daß ebenso wie den *Sulcopolistes* die Kenntnis ihrer Wirtsart, den *Polistes* die Kenntnis ihrer spezifischen Schmarotzer bereits angeboren ist.

4. Weder auf diesem noch auf einem 2. parasitierten *omissus*-Nest, dessen Vorgeschichte nicht bekannt ist, konnte ich die *sulcifer*-♀♀ beim Legen beobachten. Die *omissus*-Zellen sind für das massige *sulcifer*-♀ viel zu eng. Selbst eingetrocknete Sammlungsexemplare lassen sich kaum in sie hineinzwängen. Die am Legen offenbar verhinderten *sulcifer*-♀♀ entwickeln auf den *omissus*-Nestern mit aufgeregtem Umherrennen und Ventilieren eine eigenartige Aktivität. Insbesondere sah ich sie dauernd die geschäftigsten *omissus*-Individuen dominieren. Es ist möglich, daß dadurch auch die *omissus*-Königinnen im Legegeschäft gehemmt wurden, ich beobachtete sie dabei nicht. Keinesfalls aber kommt *S. sulcifer* auf solchen Nestern zur Fortpflanzung. Es ist sicher, daß *P. omissus* nicht zu ihren Wirten gehört.

Obwohl *S. sulcifer* auf keiner weiteren Wirtsart gefunden wurde, habe ich doch noch einen Versuch mit einem Nest von *P. nimpha* gemacht.

Am 21.7.57 setze ich ein *sulcifer*-♀ zu einem reich bevölkerten *nimpha*-Nest. Die ♀♀ behandeln das *sulcifer*-♀ nicht mit solcher Wut wie die ♀♀ von *P. gallicus* es tun, sondern kämpfen anscheinend nur notgedrungen und lassen bald ab. *Sulcifer* ist ohne Okkupationsstimmung. *Nimpha*-♀♀ werden von mir daraufhin auf 3 Individuen reduziert. Doch selbst bis zum nächsten Morgen hat *sulcifer* die Wabe nicht in Besitz genommen.

Ein einzelner derartiger Versuch ist nicht absolut beweiskräftig, weil unter Umständen bei den Versuchstieren ein durch das Fangen vorher erlittener Schock eine Rolle spielen kann (Vergl. Versuch Nr. 2 vom 2.8. bei *S. semenowi*). Immerhin ist auch die relativ geringe Erregung der *nimpha*-♀♀ bemerkenswert. Ein zur gleichen Zeit und unter gleichen Bedingungen ausgeführter Uebertragungsversuch eines anderen *sulcifer*-♀ auf ein Nest von *P. gallicus* verlief sofort positiv. Daß *S. sulcifer* auch bei *P. nimpha* parasitiert, ist demnach zumindest unwahrscheinlich.

## V. — DIE STELLUNG DER SULCOPOLISTINEN IM SYSTEM. ZUR FRAGE IHRER ENTSTEHUNG

Jede der 3 Schmarotzerarten hat ihren eigenen Wirt oder Kreis von Wirten. Das Verbreitungsgebiet unserer Sulcopolistinen über Nordafrika, Persien und Turkmenien hinaus ist noch unbekannt, wir wissen daher nicht, wie weit sich ihr Vorkommen mit jenem der *Polistes-gallicus*-Gruppe (*P. gallicus*, *nimpha*, *bimaculatus*, *omissus*, *foederatus*, *associus*) deckt. Aus Nordamerika sind bisher keine parasitischen Polistinen bekannt geworden, obwohl die *Polistes*-Fauna der nearktischen Region viel artenreicher als die der westlichen Palaearktis ist. Die nur in wenigen männlichen Exemplaren bekannte Form *P. perplexus* Cresson aus Texas wurde von Bequaert 1940 auf Grund ihrer Seltenheit und einer kleinen Tuberkel an den Wangen, die allen übrigen Arten zu fehlen scheint (Abb. 11), als Parasit der nahe verwandten Arten *P. rubiginosus* Lep. oder *P. flavus* Cr. verdächtigt (1). Selbst die Fülle der tropischen *Polistes*-Arten hat uns noch keine sozial-parasitische Form beschert. Ueber die Herkunft und Verwandtschaft unserer Sulcopolistinen lassen sich daher nur Vermutungen äußern.



Abb. 11. — Ein weiteres Beispiel für eine der seltenen morphologischen Sonderbildungen (Tuberkel) in der Gattung *Polistes*. Links ein ♂ von *P. perplexus* Cresson, daneben ein ♂ der normal gebauten Art *P. rubiginosus* Lep. Möglicherweise stehen auch diese beiden amerikanischen Arten im Verhältnis von Schmarotzer und Wirt zueinander. Der Größenmaßstab entspricht dem von Abb. 1.

Wahrscheinlich sind die 3 *Sulcopolistes*-Formen aus der Gruppe der westlich-palaearktischen *Polistes-gallicus*-Verwandten hervorgegangen. Diesen Arten sind sie ähnlicher als allen übrigen *Polistes*-Arten. Demnach mögen sich auch unter anderen Artengruppen sozialparasitische Polistinen befinden. Vielleicht ist die von Bequaert (zit. von Weyrauch, 1938) beschriebene und als Parasit verdächtigte *P. macrocephalus* aus der afrikanischen *marginalis*-Gruppe hervorgegangen. Aber wir wissen nichts über die Lebensweise dieser Form. Beim Heranziehen körperlicher Merkmale zur Begründung einer eventuell parasitischen Lebensweise gewisser Polistinen scheint überhaupt Vorsicht geboten. Eine sozialparasitische *Polistes* ist in erster Linie durch Verhaltensmerkmale charakterisiert.

Da man die geographische Begrenzung einer Art in manchen Fällen durch ein Nachlassen der Vitalität an der Peripherie ihres Verbreitungsgebietes erklären kann, erörterte Weyrauch die Möglichkeit, daß sich am Rande des Areals eines sozialen Insektes auch seine Arbeiterkaste reduzieren könne. Als Beispiel führte er *P. associus*

(1) Das abgebildete Exemplar wurde mir vom U.S. National Museum-Washington freundlichst überlassen.

Kohl an, die in Südeuropa ihre Westgrenze erreicht und — von Ausnahmen abgesehen — tatsächlich auffallend liederliche, kleine und volkarme Nester baut. Weyrauch meinte, *P. associus* sei vielleicht schon auf dem Wege zum Sozialparasitismus. Dieser Art habe ich deswegen besondere Aufmerksamkeit geschenkt, konnte jedoch im Verhalten keinerlei Ähnlichkeit mit den echten Schmarotzerpolistinen feststellen. Die Möglichkeit ist jedoch nicht auszuschließen, daß die Sulcopolistinen in einer ähnlichen Weise vor Zeiten ihre Arbeiterkaste verloren haben.

Bei manchen *Polistes*-Arten kommt es offenbar nicht allzuselten vor, daß eine Königin auf ein fremdes Nest übergeht. Yoshikawa (1955) schilderte die Einzelheiten der Usurpation eines Nestes von *P. fadwigae* Dalla Torre durch eine fremde Königin der gleichen Art. Das Uebergehen auf ein anderes Nest führt bei bestimmten Populationen von toleranter veranlagten Arten (*P. gallicus*, *nimpha*, *annularis*, *marginalis*) zur Polygynie. Den Uebergang auf ein artfremdes Nest, *P. gallicus* → *P. omissus* habe ich, wie oben erwähnt, selber erlebt. Mit der Annahme einer innersekretorisch und psychisch fixierten solitären Phase und einer darauf folgenden sozialen Phase, wie die Japaner es tun, läßt sich eine derartige Usurpation zwanglos erklären; auch die physiologischen Befunde von Deleurance (1948) stimmen mit der Annahme solcher nacheinander ablaufenden Phasen überein. Durch die Usurpation wird lediglich ein der inneren Disposition entsprechender Zustand wiederhergestellt, der durch äußere Einflüsse — Verlust des Nestes — gestört worden war. Einflüsse ähnlicher Art mögen auch bei der historischen Entwicklung der heutzutage echten Schmarotzer mitgewirkt haben. Die zahlreichen analogen Schmarotzerverhältnisse bei andern sozialen Hymenopteren-Gruppen wurden erst kürzlich von Sakagami u. Fukushima (*Insectes Sociaux*, IV, 1957) vergleichend tabellarisch dargestellt.

## ZUSAMMENFASSUNG

1. In der palaearktischen Region kommen 3 sozialparasitische Polistinen vor. *Sulcopolistes atrimandibularis* Zimmermann schmarotzt bei *Polistes bimaculatus* Fourer. und *P. omissus* Weyrauch. *S. semenowi* F. Morawitz schmarotzt bei *P. gallicus* L. und *P. nimpha* Christ. *S. sulcifer* Zimm. schmarotzt lediglich bei *P. gallicus*.

2. Die Gattung *Sulcopolistes* ist gegenüber der Gattung *Polistes* durch das Fehlen der Arbeiterkaste und den Ausfall der Nestbau- und Brutpflegeinstinkte charakterisiert.

3. Auf parasitierten Nestern entwickeln sich keine jungen Königinnen der Wirtsart, die Wirtsart stirbt auf solchen Nestern aus.

4. Der Befall der Nester mit *Sulcopolistes* schwankt in weiten Grenzen, bei meinen Befunden zwischen 0 % und 25 % (*atrimandibularis*), 0 % und 40 % (*semenowi*) und 0 % und 66 % (*sulcifer*). Es ist anzunehmen, daß die Sulcopolistinen im Bereich ihres Vorkommens am Massenwechsel ihrer Wirtsarten wesentlich beteiligt sind.

5. Die Okkupation der Wirtsnester findet überwiegend in der 1. Junihälfte statt. Meistens sind die Nester noch sehr klein, und es lebt auf ihnen nur die Wirtskönigin. Der Schmarotzer befindet sich mit ihr dann eine Zeitlang allein auf der Wabe.

6. Die Besitznahme eines *Polistes*-Nestes erfolgt durch heftigen Kampf mit Stechen und Beißen. Die *Sulcopolistes*-Königin siegt durch ihre Ausdauer und körperliche Ueberlegenheit, dagegen nicht durch die abweichende Struktur ihrer Mandibeln. Sowie der heftigste Widerstand überwunden ist, werden die Nestbewohner der Reihe nach unterworfen.

7. Die Wirtskönigin von *S. atrimandibularis* und *S. semenowi* bleibt regelmäßig neben der Schmarotzerkönigin auf dem Nest, bis sie auf natürliche Weise zugrunde geht. Beim Befall mit *S. sulcifer* dagegen scheint die Wirtskönigin stets zu verschwinden. Getötet wird sie aber nur ausnahmsweise.

8. Das Verhältnis des Schmarotzers zur Wirtskönigin ist ein Spezialfall der von Pardi bei *Polistes* entdeckten Hierarchie. Der Schmarotzer richtet gegen Wirtskönigin und Arbeiterinnen besondere Dominationsgebärden (vergl. 9). Die Wirtskönigin stellt ihre Legetätigkeit ein und wird zu einer Arbeitswespe umgestimmt. Diese Umstimmung geschieht ohne Aenderung der Ernährung auf rein psychischem Wege.

9. Bei *S. atrimandibularis* besteht das Dominieren in einem langsamen, intensiven Bestreichen der Wirtswespe mit den Fühlern, einem langsamen Aufreiten, zuletzt Einkrümen des Abdomens und Zücken des Stachels nach Nacken und Taille des dominierten Tieres.

Bei *S. semenowi* verlaufen die Dominationen ähnlich, jedoch viel rascher. Das Bestreichen mit den Fühlern wird zum raschen Schlagen, das langsame Aufreiten und Drohen mit dem Stachel ist in ein rasches Ueberkriechen verwandelt.

Bei *S. sulcifer* fehlt das Aufreiten und Zücken des Stachels. Diese Art dominiert mittels Umklammern und Bekauen von Kopf und Thorax der Wirtswespe unter lebhaftem Fühlerschlag.

Die abnorm kräftigen Mandibeln spielen bei den Dominationen keine besondere Rolle.

10. Die Dominationsgebärden von *Sulcopolistes* sind ritualisiertes Kampfverhalten; sie dienen nicht zum Vertreiben und Töten, wie bei *Polistes* selbst. Der Momentan-Effekt einer Domination ist Akinese, die weitere Wirkung besteht in psychisch fixierter Unterwerfung (Subordination) und Hemmung der Ovarientätigkeit.

11. Optisch wahrgenommene Aktivität löst primär die Dominationen aus. Sekundär scheint die Schmarotzerkönigin ihre hartnäckigsten Rivalen auch am Geruch wiederzuerkennen.

12. Auf der Suche nach einem Wirtsnest orientiert sich das *Sulcopolistes*-♀ nach dem Geruch der Wirtskönigin. Größe, Zellenweite und wechselnder Biotop der Nester haben dagegen für die Auswahl keine Bedeutung.

13. Die *Sulcopolistes*-♀♀ lassen sich innerhalb ihrer Wirtsart bzw.

-Arten experimentell auf andere Nester übertragen. Die Uebertragung auf wirtsfremde Nester mißlingt.

14. Junge *Sulcopolistes*-♀♀ sind vor der Ueberwinterung gegen ihre Wirtsarten nahezu indifferent. Die ♂♂ überleben den Winter nicht. Im Flugkäfig ist unter den ♂♂ äußerst starke Rivalität zu beobachten.

### Summary.

1. There are 3 social-parasitic *Polistine*-wasps in the Western Palaearctic Region. *Sulcopolistes atrimandibularis* Zimmermann parasites on *Polistes bimaculatus* Fourcroy and *Polistes omissus* Weyrauch. *S. semenowi* F. Morawitz parasites on *Polistes gallicus* L. and *P. nimpha* Christ. *S. sulcifer* Zimmermann parasites only on *P. gallicus*.

2. The genus *Sulcopolistes* lacks the worker-caste and has lost the instincts for nest-building and caring for the larvae.

3. No queens of the host species develop in parasited nests, the host species perishes in such nests.

4. The infliction of nests by *Sulcopolistes* differs greatly, in my experience between 0 % and 25 % (*atrimandibularis*), 0 % and 40 % (*semenowi*) and 0 % and 66 % (*sulcifer*). In their area of distribution the *Sulcopolistes* can be supposed to take part in the fluctuation of numbers of their host species.

5. The invasion of nests takes place mainly in the first half of June. Generally the nests still are small and only the host queens live in them. Then the parasite live with her a time alone upon the comb.

6. The usurping of a nest of *Polistes* takes place during a hard fight with stinging and biting. The *Sulcopolistes* queen wins by her staying-power and physical superiority, but not by the different structure of her mandibles. As soon as the strongest resistance is broken down, the inhabitants of the nest will be submitted one by one.

7. The host queen of *Sulcopolistes atrimandibularis* and *S. semenowi* generally remains in the nest near the parasite queen, until she dies in a natural way. In case of infection with *S. sulcifer* the host queen always seems to disappear. But only as an exception is she put to death.

8. The relation between parasite and host queen is a special case of the hierarchy in *Polistes* discovered by Pardi. The parasite treats the host queen and workers with peculiar dominating movements (see 9). The host queen finishes egg-laying and becomes a worker. That change happens without alteration of diet; it is a purely psychic effect.

9. The submissive action (domination) of *S. atrimandibularis* consists of her touching slowly and intensively the host with her antennae and of slowly riding upon her, and at last by bending the abdomen and aiming the sting against waist and neck of the dominated animal.

With *S. semenowi* the dominations occur in a similar manner, but much more quickly. The touching of antennae becomes a swift striking. In-

stead of slowly riding upon her and menacing her with the sting, *semenowi* queen creeps quickly over the host queen.

With *S. sulcifer* the riding and the use of the sting do not exist. This species dominates by grasping and pinching the head and thorax of the host with a lively striking of the antennae.

The abnormally-formed mandibles play no part in the domination.

10. The movements of domination of *Sulcopolistes* are ritualized fighting-behaviour, they do not serve for the expulsion and putting to death as in the genus *Polistes*.

11. Firstly optically perceived activity causes the dominations. Secondly the parasite queen seems to recognize her most obstinate rivals by the smell.

12. Seeking a host nest a *Sulcopolistes*-♀ will be guided by the smell of the host queen. Size, diameter of cells and differing biotope of nest are not selective qualities.

13. It has been found by experiments that the *Sulcopolistes*-♀♀ can be transferred among their one or two host species from one nest to another. The transposition between nests not belonging to a host species is without success.

14. Young *Sulcopolistes*-♀♀ before hibernation are nearly indifferent to their host species. The young males do not survive the winter. Among males in a cage very great rivalry may be observed.

## Резюме

1. В западной палеарктической области встречаются три социальнопаразитических вида Полистин. *Sulcopolistes atrimandibularis* Zimmermann паразитирует у *Polistes bimaculatus* Fourcr. и у *Polistes omissus* Weyrauch; *Sulcopolistes semenowi* F. Morawitz паразитирует у *Polistes gallicus* L. и у *Polistes nimpha* Christ; *Sulcopolistes sulcifer* Zimm. паразитирует только у *Polistes gallicus*.

2. Род *Sulcopolistes* отличается от рода *Polistes* отсутствием работниц а также утерей инстинкта заботы о расплоде.

3. В захваченных паразитами гнездах больше не развиваются новые матки вида-хозяина. В таких гнездах вид-хозяин постепенно вымирает.

4. Степень пораженности гнезд видами *Sulcopolistes* подвержена большим колебаниям. Мои наблюдения дали следующие результаты: от 0 % до 25 % гнезд было поражено *S. atrimandibularis*, от 0 % до 40 % — *S. semenowi* и от 0 % до 66 % — *S. sulcifer*. Можно предположить, что виды *Sulcopolistes*, в тех местах, где они распространены, имеют немалое влияние на динамику численности видов-хозяев.

5. Захват гнезд происходит в большинстве случаев в первой половине июня. В это время гнезда обычно еще очень невелики и

на них живет только матка вида-хозяина. Паразит, после своего появления, остается некоторое время вдвоем с ней на сотах.

6. Овладение гнездом **Polistes** происходит после жестокой борьбы, сопровождаемой укусами и уколами. Матка **Sulcopolistes** побеждает благодаря своей выносливости и физическому превосходству. Отличная структура ее мандибул не играет при этом решающей роли. Как только сопротивление матки **Polistes** сломлено, **Sulcopolistes** начинает подчинять себе по очереди остальных обитателей гнезда.

7. При захвате гнезда **Sulcopolistes atrimandibularis** или **S. semenowi**, матка **Polistes**, как правило, продолжает оставаться на гнезде рядом с маткой-паразитом, вплоть до своей естественной смерти. При захвате же гнезда **Sulcopolistes sulcifer** матка вида-хозяина, напротив, по моим наблюдениям неизменно исчезает. Умертвлению, однако, она подвергается только в исключительных случаях.

8. Отношения между паразитом и маткой **Polistes** можно рассматривать, как специальный случай иерархии у **Polistes**, которая была обнаружена Парди. Паразит подчиняет себе матку и рабочих вида-хозяина при помощи особых "доминационных жестов" (см. ниже № 9). Матка **Polistes** прекращает яйцекладку и превращается в простую рабочую осу. Это превращение происходит без перемен в питании, чисто психическим путем.

9. Процесс подчинения ("доминации") протекает у **Sulcopolistes atrimandibularis** путем медленного, интенсивного поглаживания осы вида-хозяина антеннами, после чего **S. atrimandibularis** постепенно влезает на спину подчиняемой осы и подконец, изгибает брюшко и высовывает жало над затылком и стебельком подчиняемой особи, как бы для нанесения укола.

у **Sulcopolistes semenowi** процесс подчинения ("доминации") похож на предыдущий, но протекает гораздо быстрее. Вместо поглаживания антеннами, мы наблюдаем быстрое постукивание; вместо медленного влезания на спину и угроз жалом, имеет место быстрое переползание через подчиняемую особь.

у **Sulcopolistes sulcifer** влезание на спину и угрозы жалом отсутствуют. Подчинение происходит путем обхвата головы и груди осы вида-хозяина и покусывания их, сопровождаемого оживленным постукиванием антеннами.

Очень сильные мандибулы **Sulcopolistes** не играют особой роли в процессе подчинения.

10. "Доминационные жесты" **Sulcopolistes** представляют собой борьбу, превратившуюся в ритуал, в отличие от **Polistes**, не преследующую цели изгнания или уничтожения противника. Непосредственным эффектом "доминации" является в данном случае немедленно наступающее оцепенение подчиненной особи. Дальнейшее действие "доминации" состоит в психически зафиксированном подчинении и в торможении деятельности яичников.

11. Первично "доминационные" действия возбуждаются оптическим

путем. Вторично матка **Sulcopolistes** распознает наиболее упорных противниц, повидимому, по запаху.

12. При поисках гнезда **Polistes**, матка **Sulcopolistes** ориентируется по запаху матки вида-хозяина. Общие размеры гнезда, величина отдельных ячеек, различные биотопы в которых расположены гнезда, не имеют значения при выборе паразитом гнезда.

13. В экспериментальном порядке возможна пересадка самок **Sulcopolistes** на другие гнезда **Polistes**, но только при условии, что эти гнезда принадлежат соответствующему виду-хозяину. Перенос на гнезда **Polistes**, не являющихся видом-хозяином для данной самки **Sulcopolistes** не удается.

14. Молодые самки **Sulcopolistes** до зимовки относятся к особям соответствующего вида-хозяина безразлично. Самцы не зимуют и гибнут еще до наступления зимы. Среди самцов, помещенных в садок, наблюдается сильное соперничество.

## LITERATUR.

1945. DE BEAUMONT (J.), MATTHEY (R.). — Observations sur les Polistes parasites de la Suisse (*Bull. Soc. vaud. Scient. nat. Lausanne*, **62**, n. **263**, 439-454).
1940. BEQUAERT (J.). — An introductory study of Polistes in the United States and Canada with descriptions of some new North and South American forms (Hymenoptera; Vespidae) (*Journ. New York Entom. Soc.*, **48**, 1-30).
1942. BERLAND (L.). — Les Polistes de France (*Ann. Soc. Ent. France*, **111**, 135-148).
1943. BLÜTHGEN (P.). — Die europäischen Polistinen (Hym., Vespidae, Vespinae) (*Archiv f. Naturgesch. N. F.*, **12**, 94-129).
1948. DELEURANCE (Ed.-Ph.). — L'indépendance de l'état ovarien et de la fondation du nid chez les Polistes (Hyménoptères-Vespides) (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, **226**, 514-516). — 1952. Le polymorphisme social et son déterminisme chez les Guêpes (*Structure et Physiologie, Coll. Int. C. N. R. S., Paris*, **34**, 141-155).
1948. GUIGLIA (D.). — Le Vespe d'Italia (*Memorie della Soc. Ent. Ital., Genova*, **27**, fasc. suppl.).
1947. PARDI (L.). — Beobachtungen über das interindividuelle Verhalten bei *Polistes gallicus*. Untersuchungen über die Polistini, Nr. 10 (*Behaviour*, **1**, 138-172).
1957. SAKAGAMI (Sh. F.), FUKUSHIMA (K.). — *Vespa dybowskii* André as a facultative temporary social parasite (*Insectes Sociaux*, **4**, 1-12).
1937. WEYRAUCH (W.). — Zur Systematik und Biologie der Kuckuckswespen *Pseudovespa*, *Pseudovespula* und *Pseudopolistes* (*Zool. Jahrb., Abt. Systematik*, **70**, 243-290). — 1938. Nachtrag zu meiner Arbeit über Pseudovespinen und Pseudopolistinen (*Zool. Anz.*, **121**, 33-37).
1892. VERHOEFF (C.). — Ueber kämpfende und gesellige Bienenmännchen (*Entomologische Nachrichten*, **18**, **16**, 244-248).
1955. YOSHIKAWA (K.). — A Polistine Colony usurped by a Foreign Queen. Ecological Studies of Polistes Wasps II (*Insectes Sociaux*, **2**, 3, 255 ff).



## LEBENS LAUF

Ich, Joachim Scheven, Sohn des Arztes Dr. med. Karl Scheven und seiner Ehefrau Käte, geb. Elfeldt, wurde am 8. August 1932 zu Güstrow in Mecklenburg geboren. Nach drei Jahren Volksschule und sieben Jahren Oberschule erhielt ich im Juni 1950 das Reifezeugnis der Goethe-Oberschule in Bad Döberau. Darauf arbeitete ich ein Jahr im Botanischen Garten der Universität Rostock. Dortselbst studierte ich dann drei Semester Biologie, weitere sieben Semester in München, mit den Fächern Zoologie, Botanik, Paläontologie. Während der Semesterferien arbeitete ich als Gärtner, als wissenschaftlicher Mitarbeiter beim Institut für Film und Bild in München, sowie in Geislingen/St. in der Württembergischen Metallwarenfabrik.

München, 8. Januar 1958

